

SUR L'ÉVOLUTION DU CERVEAU DE LA CHÈVRE NAINÉ

PAR Walther RIESE.

Dans des publications précédentes ¹, j'ai étudié les règles suivant lesquelles certaines structures centrales apparaissent dans le cerveau embryonnaire des Mammifères. Or, les structures une fois formées, il faut appliquer une autre méthode à l'étude des lois de l'évolution du cerveau. C'est ainsi que l'étude de l'apparition successive des gaines de myéline dans les différents niveaux du système nerveux central, l'examen de la *myélogénèse* est considéré comme méthode appropriée, sinon unique de l'étude des stades évolutifs avancés. Il faut constater qu'en général les stades intermédiaires, c'est-à-dire les stades disposant déjà de structures formées (bien que souvent seulement sous forme d'ébauches), mais dépourvus encore de gaines de myéline ont échappé à l'examen attentif et systématique des auteurs, fait d'autant plus remarquable que ces stades comprennent la majeure partie de la vie embryonnaire. Comme j'ai pu me convaincre que la méthode de NISSL s'applique déjà merveilleusement à des stades très jeunes (elle donne par exemple de très bons résultats chez un embryon humain de 9 cm.) j'ai essayé d'établir un tableau évolutif *cytologique* aux différents niveaux du système nerveux central, d'étudier la *cytogénèse* ² à un moment de l'évolution où l'étude de la myélogénèse ne peut pas encore entrer en jeu. Les résultats suivants ont pu être acquis grâce à l'étude du cerveau d'un fœtus de la chèvre naine.

Données numériques : Longueur du fœtus : 24 cm. ; poids somatique : 412 gr. ; poids encéphalique absolu : 23 gr. ; poids encéphalique relatif : 17,91 ; Indice de valeur cérébrale ³ : 0,58.

1. V. Contributions à l'étude des lois de l'évolution du cerveau humain. *Archiv. suisses Neurol. et Psychiatrie* (sous presse). — Die Entwicklung des Walhirns, *Proceed. Koninkl. Akad. v. Wetensch. Amsterdam*, Vol. XXXIX, N° 1, 1936.

2. Comme les dendrites sont des éléments intégrants de la cellule nerveuse, la cytodendrogénèse de M. DE CRINIS peut être considérée comme faisant partie de la cytogénèse (*Proceed.*, Vol. XXXV, N° 2, 1932).

3. Par indice de valeur cérébrale R. ANTHONY (*Anatomie Comparée du Cerveau*. G. DOIN éd., Paris, 1928) comprend le quotient du poids encéphalique constaté par le poids encéphalique calculé d'après la méthode de DUBOIS. J'ai employé la valeur de $K = 8,8$ comme coefficient de céphalisation de la Chèvre valeur calculée par ANTHONY comme valeur moyenne de deux individus.

D'après ANTHONY l'indice de valeur cérébrale a chez les ruminants au moment

Méthode : Les méthodes myéliniques ont donné un résultat complètement négatif. Des coupes horizontales passant par des niveaux différents du système nerveux central ont été colorées d'après la méthode de NISSL.

Constatations anatomiques : Les éléments cellulaires des ganglions *spinaux*, ceux des noyaux des nerfs crâniens de la *mœlle allongée* (VI, VII, VIII), ainsi que ceux du noyau rouge (magnocellulaire) et de la substantia nigra du *cerveau moyen* peuvent être considérés comme définitifs (les cellules de la substance de SOMMERRING sont à l'état embryonnaire, comme on le sait, encore dépourvues de pigment). Le caractère définitif de la structure cellulaire se traduit par un arrangement régulier des grains de NISSL, par l'existence d'un noyau vésiculaire et clair pourvu d'un nucléole foncé, par la présence de dendrites et d'un cylindraxe. Il faut noter que dans toutes les parties du système nerveux central on rencontre des cellules nerveuses à deux nucléoles. — Le caractère embryonnaire de l'*écorce cérébelleuse* se traduit par la présence d'une couche extérieure des grains. Quant à la cytoarchitecture de l'*écorce cérébelleuse*, elle est faite de très bonne heure. Mais je peux constater que les éléments les plus importants de l'*écorce cérébelleuse*, les cellules de PURKINJE, n'ont pas encore atteint leur maturation définitive. En plus, une différence très nette existe entre le degré de maturation des cellules de PURKINJE des parties latérales et celles des parties médianes du cervelet : les cellules de PURKINJE des parties latérales ne représentent que des ombres pâles, sans aucune structure protoplasmique définie, tandis que celles des parties médianes ont déjà un corps protoplasmique plus foncé bien que des grains de NISSL différenciés fassent encore complètement défaut. Dans les deux formes, les prolongements des

de la naissance ou peu après sensiblement la valeur de 1. Voici mes constatations propres à ce sujet :

Espèce : chèvre naine du Sénégal.

Age	Sexe	poids somatique (P S)	poids enc. (PE)	$\frac{PS}{PE}$	Indice de val. c.
nouv. né	♀	1262	44	28,68	0,84
9 jours	♀	2122	50,4	42,10	0,84
3 mois et demi	♂	3690	70,5	52,34	1,03

L'indice de valeur cérébrale a déjà dépassé la valeur de 1, 3 mois et demi après la naissance.

Il est remarquable que la valeur de 0,84 du nouveau-né est encore inchangée chez l'individu âgé de 9 jours (du même sexe).

Par conséquent, le moment de la naissance est bien un moment de *repos pour la croissance encéphalique* ; c'est ce qu'ANTHONY a déjà indiqué pour l'espèce humaine.

cellules sont à peine visibles. Par contre les grains (de la couche extérieure des grains et de la couche des grains proprement dite) et les noyaux névrogliaux, de type clair et de type microglial, ont atteint leur forme définitive dans tout l'organe et cela est même valable pour tout le système nerveux central. Les éléments cellulaires des *noyaux gris du cervelet* se distinguent nettement par leur degré de maturation des éléments constituant l'écorce cérébelleuse. En effet, de par la présence des caractères mentionnés ci-dessus, les premiers font l'impression d'éléments faits. — Toutes les cellules de la *couche optique* traduisent encore un caractère embryonnaire : le protoplasme est pâle, coloré d'une manière diffuse, les noyaux à deux nucléoles sont très fréquents. Il est à peine nécessaire de noter que les cellules sont dépourvues de pigment. Les éléments névrogliaux sont rares. La cytoarchitecture du *striatum* et du *pallidum* est faite. Comme je l'ai indiqué récemment, elle apparaît de très bonne heure. Les grandes cellules du *striatum* sont encore dépourvues de pigment et de cellules satellites. Les grandes cellules du *pallidum* ne disposent pas de grains de NISSL réguliers, de type stichochrome, leur substance chromatophile est plutôt irrégulière. Au voisinage de la lame médullaire extérieure du *pallidum* on rencontre de très nombreux neurones aberrants de la substance innommée de REICHERT, éléments plus grands et plus chromophiles que les cellules du *striopallidum* et qui semblent avoir atteint leur structure cellulaire définitive. L'architecture de l'écorce cérébrale n'a pas encore atteint ses caractères définitifs. Cependant, le plan constructif de l'écorce, sa division en différentes couches est déjà nettement visible. Retenons comme caractères embryonnaires d'ordre général l'épaisseur de la première couche, sa richesse en cellules ganglionnaires, orientées en directions variées, bien que de préférence tangentiellement, la densité des éléments pyramidaux, surtout des couches supérieures, la présence de deux nucléoles, la richesse de l'axe blanc de la circonvolution en éléments ganglionnaires. Peuvent être considérés comme ayant déjà un caractère cytologique approximativement définitif : les éléments névrogliaux et les grains. Toutes les cellules pyramidales quelle que soit leur taille et la couche qui les héberge, doivent être considérées comme embryonnaires (coloration diffuse et pâle, pas de grains de NISSL, prolongements à peine visibles). La plupart n'ont guère dépassé le stade des neuroblastes. Ces caractères sont valables et pour les éléments constitutifs du néocortex et pour ceux de l'archicortex. On peut déjà établir certaines variations régionales de l'architecture de l'écorce. Mais comme on ne dispose pas d'une carte topographique de l'espèce adulte, l'appréciation de ces variations régionales, de ce qui doit être considéré comme caractère intermédiaire ou définitif, est évidemment très difficile. Je me bornerai à dire que la

couche extérieure des grains là où elle existe sous forme d'une couche bien délimitée n'est pas séparée de la troisième couche (des cellules pyramidales) avec laquelle elle se confond. Dans les niveaux examinés, seules certaines parties occipitales de l'écorce disposent d'une couche intérieure des grains (unique); dans cette région on peut constater une véritable « granulation » (v. Economo) dans le sens que presque toutes les couches de l'écorce sont comme poivrées de grains. Ceci semble indiquer que la richesse en grains, si accusée dans les parties moyennes et postérieures du cerveau (humain) adulte, fait sa première apparition dans les parties postérieures du cerveau embryonnaire, mais, à ce sujet, de nouvelles recherches sont nécessaires. Remarquons enfin que l'organisation du *plexus choroïde* du télencéphale n'est pas encore terminée. À côté des parties bien organisées on rencontre des surfaces, plus ou moins vastes du grand terrain qui, comme je l'ai décrit lors d'une occasion antérieure, représente le terrain constructif soumis à un travail d'organisation progressive. Ces surfaces gardent encore le caractère du tissu embryonnaire.

Résultats. — Comme je l'ai déjà rappelé, la cytoarchitecture des noyaux gris centraux apparaît de très bonne heure, au moins dans ses traits principaux. D'autre part, la structure cellulaire des éléments constitutifs de ces centres, structure qui évidemment est encore tout à fait embryonnaire au moment de l'apparition de la cytoarchitecture n'est toujours pas faite définitivement chez le fœtus examiné qui toutefois représente un stade nettement plus avancé. De même, la cytoarchitecture de l'écorce cérébelleuse doit être considérée comme accomplie, à l'exception de la couche extérieure des grains qui représente encore un caractère embryonnaire destiné à disparaître après la naissance. La cytoarchitecture de l'écorce cérébrale, bien que déjà en formation, ne revêt pas encore son aspect définitif. Dans toutes ces structures le tableau cytologique des éléments constitutifs est encore embryonnaire. Par conséquent, on arrive à la conclusion que, *dans les centres nerveux qui disposent d'une architecture définie, celle-ci précède dans l'évolution la structure cytologique des éléments constitutifs.* Ces constatations sont en accord avec l'observation de BRODMANN¹, d'après laquelle, au moment de la formation des six couches principales de l'écorce humaine, les cellules de celle-ci revêtent encore les caractères des névroblastes. Cette formation a lieu entre le sixième et le huitième mois de la vie embryonnaire. Notons que, d'après les données communiquées, *la formation des structures cytologiques définitives doit être considérée comme un phénomène évolutif exigeant beaucoup de temps.*

1. Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde. Leipzig, 1909, p. 23.

Quant au problème général de l'évolution, les faits communiqués apportent une affirmation à l'idée d'une hiérarchie phylogénique des centres nerveux. En effet, les structures cellulaires des centres anciens (moelle allongée, cerveau moyen, noyaux gris du cervelet) ont déjà acquis leurs formes définitives au moment envisagé de l'évolution ontogénétique, tandis que les centres récents, surtout l'écorce cérébrale, ne disposent que d'éléments embryonnaires. En particulier, l'observation que les cellules de PURKINJE des parties latérales de l'écorce cérébelleuse n'atteignent pas le degré de maturation cytologique des mêmes éléments des parties médianes (ceux-ci aussi insuffisamment mûris) parle vigoureusement en faveur d'une construction phylogénétique des centres nerveux, du fait que l'étude myélogénétique apprend que l'écorce des parties latérales du cervelet, c'est-à-dire l'écorce des hémisphères cérébelleuses est encore dépourvue de fibres myelinisées chez le nouveau-né (humain), chez qui, d'autre part, les parties médianes de l'écorce cérébelleuse, le vermis, sont déjà myelinisées¹. Rappelons que les parties médianes sont également les parties de la plaque cérébelleuse embryonnaire dans lesquelles les premiers sillons et les premières circonvolutions apparaissent, en même temps que les débuts de la cytoarchitectonie cérébelleuse². Les noyaux gris du cervelet sont intégrés dans un grand appareil paléocérébelleux et ce fait se traduit aussi par leur myélinisation précoce : or, la structure cellulaire de ces noyaux gris doit être considérée comme définitive chez le fœtus examiné, une preuve de plus, que les résultats de l'étude de la myélogénèse s'accordent très bien avec ceux de l'étude de la cytogénèse. Mais le parallélisme entre l'âge phylogénétique hypothétique d'un centre nerveux et le degré de maturation cellulaire de ses éléments constitutifs ne semble pas parfait si on prend en considération la structure cellulaire de certains territoires du télencéphale et du diencéphale. On ne sera pas surpris de constater le caractère embryonnaire des territoires récents de l'écorce cérébrale et des noyaux gris centraux. En effet, ni les éléments cellulaires du néocortex, ni ceux du néostriatum n'ont atteint leur aspect définitif. D'autre part, les éléments cellulaires des territoires anciens de l'écorce cérébrale (de l'archicortex) et des noyaux gris centraux (du paléostriatum), ainsi que ceux de la couche optique, ne peuvent aussi être considérés comme arrivés à leur maturation structurale. C'est dire que l'évolution du cerveau ne se fait pas seulement sur le modèle d'une progression rectiligne. A l'accomplissement définitif des centres « anciens » ne succède pas celui des centres « récents ».

1. v. W. Riese, Über die Markreifung im Kleinhirn. *Zeitschr. f. d. ges. Neur. u. Psych.*, Bd. 94 ; 5. 1924.

2. *Arch. suisses, l. c.*

Il ne peut pas être question de deux étapes séparées rigoureusement l'une de l'autre, les diverses étapes de l'évolution ontogénique du cerveau se fondent plutôt les unes dans les autres.

(Laboratoire de Physiologie Générale de la Sorbonne et Laboratoire d'Ethologie des Animaux sauvages du Muséum national d'Histoire naturelle).